©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über die Spitzen der Geschmacksknospen

V. v. Ebner,
M. k. Akad.

(Mit 1 Tafel.)

Seit der Entdeckung der Geschmacksknospen der Säugethiere durch Ch. Lovén und G. Schwalbe ist bekannt, dass über den Spitzen dieser Gebilde ein meistens kreisrundes, etwa 3—5 μ grosses Loch, der Geschmacksporus, sich befindet, welches von platten, die Knospe bedeckenden Epithelzellen begrenzt wird. Das Loch wird seitlich entweder von mehreren Epithelzellen, welche im Bereiche des Porus aneinanderstossen, umrandet oder es finden sich durchbohrte Zellenplatten, welche für sich allein das Loch enthalten. Unterhalb des Geschmacksporus lassen die Spitzen der oberflächlichen Stützzellen der Knospe eine Lücke, durch deren Mitte die Stiftchen der Stiftchenzellen in den Geschmacksporus hineinragen. Dies ist im Wesentlichen die Vorstellung, welche in fast allen Beschreibungen der Geschmacksknospen festgehalten wird und die in der Hauptsache wohl richtig ist. Nur F. Hermann[1] hat eine Darstellung der Verhältnisse des Geschmacksporus gegeben, die von der besprochenen in einem wesentlichen Punkte abweicht und, falls sie richtig wäre, mit der allgemein verbreiteten Vorstellung nicht in Einklang zu bringen ist. Hermann stützt sich bei seiner Darstellung ausschliesslich auf Schnittpräparate fixirter Objecte. Er unterscheidet auf Grund dessen einen äusseren Geschmacksporus, der dem

[1] Sitzungsber. d. math.-phys. Cl. d. kön. Akad. d. Wissensch. in München vom 5. Mai 1888.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bisher allgemein bekannten Geschmacksporus entspricht und einen inneren Geschmacksporus, welcher wie der äussere ein kreisrundes Loch sein soll, das von den nicht zugespitzten, sondern abgestutzten Enden der oberflächlichen Stützzellen scharf umrandet ist. Dieses abgestutzte Ende der deckenden Stützzellen soll eine Art cuticularer Platte von streifiger Structur darstellen, und Hermann glaubt in der letzteren den »Härchenkranz« von Schwalbe wieder zu erkennen. Allein Schwalbe[1] lässt seinen Härchenkranz aus den Spitzen der Deckzellen hervorgehen, indem er, wie alle Untersucher, welche mit Isolationspräparaten arbeiteten, wusste, dass die Deckzellen peripher in eine feine Spitze auslaufen. Diese letztere Thatsache steht unzweifelhaft fest. Die Spitzen, welche man an vollständig isolirten Deckzellen und an im Zusammenhange isolirten ganzen Knospen klar und deutlich sieht, können keine Trugbilder sein; wohl aber muss man annehmen, dass scharfrandige Löcher, welche an der Spitze der Geschmacksknospe an successiven Querschnitten zur Beobachtung kommen und die Deckzellen mit abgestutzten Enden erscheinen lassen, eine andere Erklärung fordern.

Diese Erklärung glaube ich im Folgenden geben zu können, indem ich auf ein bisher unbeachtetes Structurverhältniss, das an den Geschmacksknospen des Menschen besonders deutlich zu erkennen ist, aufmerksam mache. Warum dasselbe bisher übersehen wurde, hat, wie ich glaube, darin seinen Grund, dass in neuerer Zeit zur Untersuchung der Geschmacksknospen vorzüglich die Papilla foliata des Kaninchens gewählt wurde, bei welcher das fragliche Structurverhältniss nur undeutlich zum Ausdrucke kommt. Auch bei anderen Thieren kann dasselbe leicht übersehen werden und ich fand es erst nach einigem Suchen, nachdem ich an gut conservirten Knospen vom Menschen darauf aufmerksam geworden war.

Es handelt sich um einen deutlichen grubenförmigen Hohlraum, welcher sich an der Spitze der Geschmacksknospe unter dem Geschmacksporus befindet. Zur Untersuchung ver-

[1] Lehrbuch der Anatomie des Menschen von C. Hoffmann; fortgesetzt von G. Schwalbe. II. Bd., 3. Abth. (Sinnesorgane). Erlangen 1887, S. 41.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wendete ich Schnitte von Objecten, welche in Pikrin-Sublimat oder auch in anderen Flüssigkeiten fixirt und in Celloidin eingebettet waren. Zur Färbung wurde meistens Delafield's Hämatoxylin und Eosin oder Congo verwendet oder auch die Tinction nach van Gieson. Die Schnitte waren nicht übermässig dünn, nie unter 10 μ, so dass die geeigneten Längsschnitte von Knospen das Knospenende nicht im wirklichen, sondern stets im optischen Durchschnitte erkennen liessen. Die Untersuchung wurde meistens an Lackpräparaten mit homogener Immersion Apochromat 2 *mm* von Zeiss vorgenommen, nachdem anfänglich die Grübchen mit schwächeren Vergrösserungen bemerkt worden waren. Zur Untersuchung geeignete Knospen sind in erster Linie solche, an welchen die Spitze der Knospe mit dem Geschmacksporus in reiner Profilstellung sich zeigt, ein nicht gerade sehr häufiger Fall.

In Fig. 1 ist zur Übersicht eine so gelagerte Geschmacksknospe vom Abhange einer Papilla vallata eines 9-jährigen Knaben mit dem umgebenden Epithele bei 500maliger Vergrösserung dargestellt. Man erkennt zunächst im Bereiche einer leichten Einsenkung des Epithels die Mündung des Geschmacksporus *p*. Der Geschmacksporus durchsetzt, wie dies beim Menschen und, soweit ich sehe, auch bei Säugethieren gewöhnlich der Fall ist, 2—3 Lagen von platten Epithelzellen und erreicht nun die Spitze der Geschmacksknospe. In derselben, direct anschliessend an den kurzen Canal, den der äussere Geschmacksporus bildet, findet sich ein Grübchen *g* mit abgerundetem Boden, dessen Eingang von den Spitzen der äussersten Stützzellen, dessen Seitenwände und Boden von den weiter centralwärts liegenden Stützzellen und Stiftchenzellen begrenzt wird. Das Grübchen hat eine merkliche Tiefe bis 10 μ, welche die Länge des äusseren Geschmacksporus übertrifft; es ist von Flüssigkeit erfüllt, welche im Leben offenbar mit der Flüssigkeit im Graben der Papilla vallata communicirt. In das Grübchen ragen vom Boden, aber auch von den Seitenwänden die Stiftchen der Stiftchenzellen hinein; sie erreichen aber mit ihren Enden nirgends den äusseren Geschmacksporus, sind also vollständig im Grübchen eingeschlossen. Durch Verschieben der Mikrometerschraube lässt

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sich bei starker Vergrösserung eine vollständig plastische Anschauung des Grübchens gewinnen.

In den Figuren 2—10 sind Knospengrübchen (*g*) bei 900maliger Vergrösserung mit Abbe's Zeichenapparat skizzirt. Fig. 2—5 stellen Knospengrübchen vom Menschen, 6 und 7 vom Affen *(Macacus rhesus)*, 8 von der Katze, 9 und 10 von der Papilla foliata des Kaninchens dar.

Die Grübchen zeigen einige Variationen ihrer Ausbildung; bald sind sie, in grösseren Knospen, flaschenartig erweitert, bald wie bei der Katze ziemlich lang und schmal, bald seicht, wie insbesondere Fig. 9 vom Kaninchen in auffallender Weise erkennen lässt. Dieses Bild entspricht noch am meisten der bisher geläufigen Vorstellung, welche von den Knospengrübchen nichts wusste. An solchen Knospen kommt auch thatsächlich ein Verhältniss vor, das man bisher als das gewöhnliche betrachtete, das ich aber nur beim Kaninchen, jedoch nie beim Menschen finden konnte, nämlich das Hineinragen der Stiftchen der Stiftchenzellen in den Canal des äusseren Geschmacksporus. Beim Menschen und wohl auch in der Regel bei Thieren überragen die Stiftchen die Spitzen der Deckzellen am Eingange des Knospengrübchens nicht. Auch beim Kaninchen finden sich, wie Fig. 10 und 11 zeigen, Knospen mit deutlichen Grübchen.

Auf Grund der vorhergehenden Darstellungen lässt sich nun auch begreifen, wie das Bild zu Stande kommt, das F Hermann als inneren Geschmacksporus beschreibt. Denkt man sich einen Querschnitt senkrecht zur Achse der Knospe durch das Grübchen, so muss der Contour desselben als scharfrandiges, kreisrundes Loch erscheinen, das je nach der Höhe des Schnittes von den abgeschnittenen Enden der äusseren Deckzellen oder von den weiter nach abwärts die Seitenwand des Säckchens bildenden Stütz- und Stiftchenzellen begrenzt wird. An dickeren Schnitten schimmert in der reinen Aufsicht der Knospen der Contour des Grübchens unter den Spitzen der äusseren Deckzellen hindurch und letztere können dann wie Aufsätze an dieser Linie erscheinen, welche thatsächlich der Wand des Grübchens entspricht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

In sehr anschaulicher Art treten die Knospengrübchen in Fig. 11 hervor, welche nach einem Präparate gezeichnet ist, das mittelst der sogenannten schnellen Golgi-Methode von der Papilla foliata des Kaninchens hergestellt wurde. An derartigen Präparaten imprägniren sich mit schwarzem Chromsilberlack, wie bekannt, häufig mit Secret erfüllte Hohlräume, namentlich die Gangsysteme der Schleimdrüsen und die äusserst zierlich verästelten Alveolengänge der Eiweissdrüsen bis in die Secretcapillaren hinein. In der Papilla foliata hatte sich an diesem Präparate auch das Secret in den Furchen zwischen den einzelnen Blättern der Papille mit schwarzem Chromsilberlack imprägnirt und damit in Zusammenhang an mehreren Durchschnitten die Hohlräume der Geschmackspori und der Knospengrübchen, wodurch die letzteren in sehr auffälliger Weise schon bei schwacher Vergrösserung sichtbar wurden. Das naturgetreu dargestellte Bild zeigt sehr deutlich den Zusammenhang der Knospengrübchen mit den Furchen der Papillen. Es ist klar, dass durch das Vorhandensein der Knospengrübchen eine viel ausgiebigere Berührung der sämmtlichen an der Spitze der Knospen befindlichen Zellenenden mit durch den Geschmacksporus von aussen eindringenden Flüssigkeiten ermöglicht wird, als wenn die im Innern der Knospe befindlichen Zellen mit ihren Enden sämmtlich in eine Fläche sich zusammendrängen müssten, welche dem Querschnitte des Geschmacksporus entspricht.

Für die Leichtigkeit, mit der die Flüssigkeiten auch weiter in die Tiefe bis an die Nervenenden gelangen, welche wie G. Retzius, Arnstein, v. Lenhossék u. A. gefunden haben und wie ich bestätigen kann, bis nahe an die Spitzen der Knospen zwischen den Zellen empordringen, sprechen besonders die Erfolge der schnellen Golgi-Methode. Sehr oft erhält man ganze Deckzellen oder Stiftchenzellen imprägnirt oder solche nebst intra- und perigemmalen feinsten Nervenbäumchen bis in die subepithelialen Schichten hinein, während gleichzeitig nirgends Zellen oder intraepitheliale Nerven in den knospenfreien Regionen des Zungenepithels gefärbt sind. Würde die Imprägnation der intraepithelialen Nerven nur von der Tiefe der Schleimhaut aus erfolgen, wäre dieses Resultat nicht begreiflich, während dasselbe sofort durch die Annahme

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

verständlich wird, dass sowohl das Osmium-Kaliumbichromatgemisch, als die Silberlösung sehr leicht durch die Geschmackspori von aussen nach innen vordringen. Sehr oft imprägniren sich die Knospenspitzen; seltener, wie in dem abgebildeten Präparate, nur die Knospengrübchen; viel häufiger zugleich die peripheren Enden der Knospenzellen selbst, entweder diffus oder in Form körniger Niederschläge.

Schliesslich möchte ich noch einer Einwendung begegnen, welche meiner Darstellung der Knospengrübchen entgegengehalten werden könnte. Alle meine Beobachtungen beziehen sich auf Schnitte von fixirten Präparaten; geeignete, lebensfrische Präparate konnten bisher nicht direct untersucht werden. Es läge nun die Möglichkeit vor, dass die beschriebenen Knospengrübchen postmortal, etwa durch Austritt von Flüssigkeit aus den Enden der Zellen, nach Art von Vacuolenbildung entstanden sind. Allein die äusserst scharfe Begrenzung, welche die Knospengrübchen zeigen, die an guten Präparaten deutlich erkennbaren Stiftchen und die überall scharfen Contouren der Zellen der Knospen schliessen eine solche Möglichkeit wohl genügend aus. Gerade an Knospen, welche schlecht conservirt sind, wie dies leider bei Material, welches vom Menschen stammt, in der Regel der Fall ist, lassen sich an den krümelig gewordenen Enden der Zellen, die ausserdem vielfach aus ihrer Lage gerückt, geschrumpft und stellenweise durch klaffende Spalten von einander gesondert sind, die Knospengrübchen nicht mehr erkennen.

Die beschriebenen Knospengrübchen haben eine gewisse Analogie mit einer Einrichtung, welche F. E. Schulze an den Knospen der Mundhöhle der Batrachierlarven, G. Retzius und jüngst sehr eingehend J. Schaffer[1] an den Knospen im Kiemendarme von *Ammocoetes* beschrieben haben.

Wie Schaffer durch vortreffliche Abbildungen erläutert, zeigt das ziemlich breite periphere Ende der Knospe eine flache Delle, in welche die Stiftchen der Stiftchenzellen hineinragen. Diese flache Delle ist den Knospengrübchen in den Geschmacksknospen der Säugethiere, insbesondere jener Form,

[1] Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XLV, 1895.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wie sie in Fig. 9 vom Kaninchen dargestellt ist, vergleichbar. Es fehlt aber eine Einrichtung, welche dem eigentlichen Geschmacksporus der Säuger ganz entsprechen würde. Die Pflasterepithelzellen umgeben den Rand der Delle und lassen dementsprechend eine weite Öffnung frei.

Dieser direct von Epithelzellen hergestellte, aber kaum als solcher zu bezeichnende Geschmacksporus findet aber eine Ergänzung durch eine gewölbte Deckmembran, welche von den umrandenden Pflasterzellen nach einwärts über das periphere Ende der Knospe frei sich spannt und in der Mitte ein ziemlich enges Loch, als Analogon des äusseren Geschmacksporus der Säuger, frei lässt. Diese durchbohrte Deckmembran ist, wie Schaffer nachweist, aus cuticular umgewandelten Plättchen umrandender Epithelzellen zusammengesetzt. So entsteht im Ganzen über dem peripheren, dellenförmigen Ende der Knospe ein linsenförmiger Hohlraum, dessen weite äquatoriale Umrandung dem äusseren Geschmacksporus der Säugethiere morphologisch entsprechen würde, während die Cuticularmembran mit dem Loche wohl physiologisch, dem Geschmacksporus vergleichbar, morphologisch aber als eine den genannten Knospen zukommende besondere Differenzirung zu betrachten ist. Bei den Knochenfischen, Ganoiden und Selachiern und ebenso bei den Amphibien und Reptilien liegt nach den Angaben Merkel's[1] das periphere Ende der Knospenzellen weitaus in der Mehrzahl der Fälle im Niveau oder sogar über dem Niveau des umgebenden Pflasterepithels und ist derselbe geneigt, Knospen, welche mit ihrem Ende in einer dellenartigen Vertiefung desselben liegen, als postmortale Veränderung, bedingt durch Quellung des die Knospen umgebenden Epithels zu betrachten. Es würde also allen diesen Knospen sowohl das Knospengrübchen, als der Geschmaksporus vollständig fehlen, beziehungsweise beide Bildungen in ein und dieselbe Ebene, die Oberfläche des Epithels, gerückt erscheinen. Anderer Meinung ist aber bis heute der vielerfahrene Kenner und Entdecker der in Frage stehenden Gebilde, F. Leydig, welcher in seiner jüngsten grossen Abhandlung über das Integument und

[1] Über die Endigungen der sensiblen Nerven etc. Rostock 1880.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die Hautsinnesorgane der Fische[1] die von ihm ursprünglich gegebene Bezeichnung »Becherorgane« damit rechtfertigt, »dass, obschon die betreffenden Organe nicht eigentlich mit einer Höhlung versehen sind, sondern massige Bildungen vorstellen, immerhin an ihrem freien Ende eine Mulde oder selbst trichterartige Eintiefung gern entsteht, welche von oben als eine Öffnung gesehen wird.« Auch F. Maurer[2] findet häufig an den Sinnesknospen in der Haut der Knochenfische eine Delle. Diese Mulden oder Dellen entsprechen nun den Knospengrübchen der Geschmacksknospen der Säugethiere, sie liegen aber offen an der freien Oberfläche, da der von den Plattenepithelzellen der Umgebung gebildete äussere Geschmacksporus, den Rand dieser Mulde bildet. Solche dellenförmig eingedrückte Knospen bilden nun morphologisch einen unmittelbaren Übergang zu jener Form von Geschmacksknospen, wie sie H. Rabl jüngst vom Kehldeckel des Menschen beschrieben hat.[3] Er fand dort auf Papillen sitzende, ziemlich breite Knospen, deren peripheres Ende, im Niveau des umgebenden Epithels gelegen, ein seichtes Grübchen zeigte, dessen Umrandung von den Spitzen der äussersten Stützzellen (Deckzellen) gebildet wurde, an welche sich erst die umgebenden platten Epithelzellen nach aussen anschlossen. Es fehlte also an denselben ein Geschmacksporus im gewöhnlichen Sinne des Wortes, indem die peripheren Enden der Stütz- und Stiftchenzellen in einem dellenförmigen Knospengrübchen frei an der Oberfläche endigen. Obwohl dieser Befund ein ausnahmsweiser ist, und an demselben Kehldeckel, welcher einzelne solche Knospen auf Papillen zeigte, die anderen Geschmacksknospen den gewöhnlichen Bau erkennen liessen, so beansprucht derselbe doch ein besonderes Interesse, weil dadurch die Einrichtungen am peripheren Ende der Geschmacksknospen der Säugethiere ihren unmittelbaren Anschluss an die typische Gestaltung der Endknospen der niederen Wirbelthiere finden.

---

[1] Zoologische Jahrbücher. Abth. für Anatomie etc. VIII. Bd. Jena 1895.

[2] Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

[3] Anatom. Anzeiger, XI. Bd. 1896, S. 153.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Merkwürdig ist, dass bei niederen Wirbelthieren, speciell bei den Larven der Urodelen besondere Hautsinnesorgane, Nervenendhügel, zum Theile am peripheren Ende Einrichtungen zeigen, welche dem Porus und dem Knospengrübchen der Geschmacksknospen der Säugethiere auffallend gleichen. Sie dürfen aber hier deshalb nicht weiter in Betracht kommen, weil es sich um Sinnesorgane handelt, welche den Säugethieren vollständig fehlen und in ihrem feineren Bau von den Endknospen beträchtlich verschieden sind.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

p Geschmacksporus.

g Knospengrübchen.

h Peripheres Ende der Geschmacksknospe (hell).

e Plattenepithelzellen, welche den Geschmacksporus begrenzen (in dunklem Tone).

In einigen Knospengrübchen sind Stiftchen von Stiftchenzellen eingezeichnet, um deren Lage im Grübchen ersichtlich zu machen. Die Contouren in den Figuren 2—10 sind mit Abbe's Zeichenapparat bei 900-maliger Vergrösserung aufgenommen.

Fig. 1. Geschmacksknospe von einem Längsschnitte einer Papilla vallata vom 9jährigen Knaben. Pikrinsublimat. *St* Stützzellen, *S* Stiftchenzellen, *Se* Subepitheliales Gewebe. Ver. 500.

2. Geschmacksporus *p* und Knospengrübchen *g* von einem Horizontalschnitt einer *Papilla vallata* des Erwachsenen. Pikrinsublimat.

3. Ebenso von einem Längsschnitt vom 8jährigen Knaben. Pikrinsublimat.

4. Ebenso von einem Längsschnitte der *Papilla foliata* vom 9jährigen Knaben.

5. Ebenso von einem Längsschnitte einer *Papilla vallata* vom 8jährigen Knaben. Pikrinsublimat.

6. Ebenso von einer *Papilla vallata* des Affen (*Macacus rhesus* Audebert). Pikrinsublimat.

7. Ebenso.

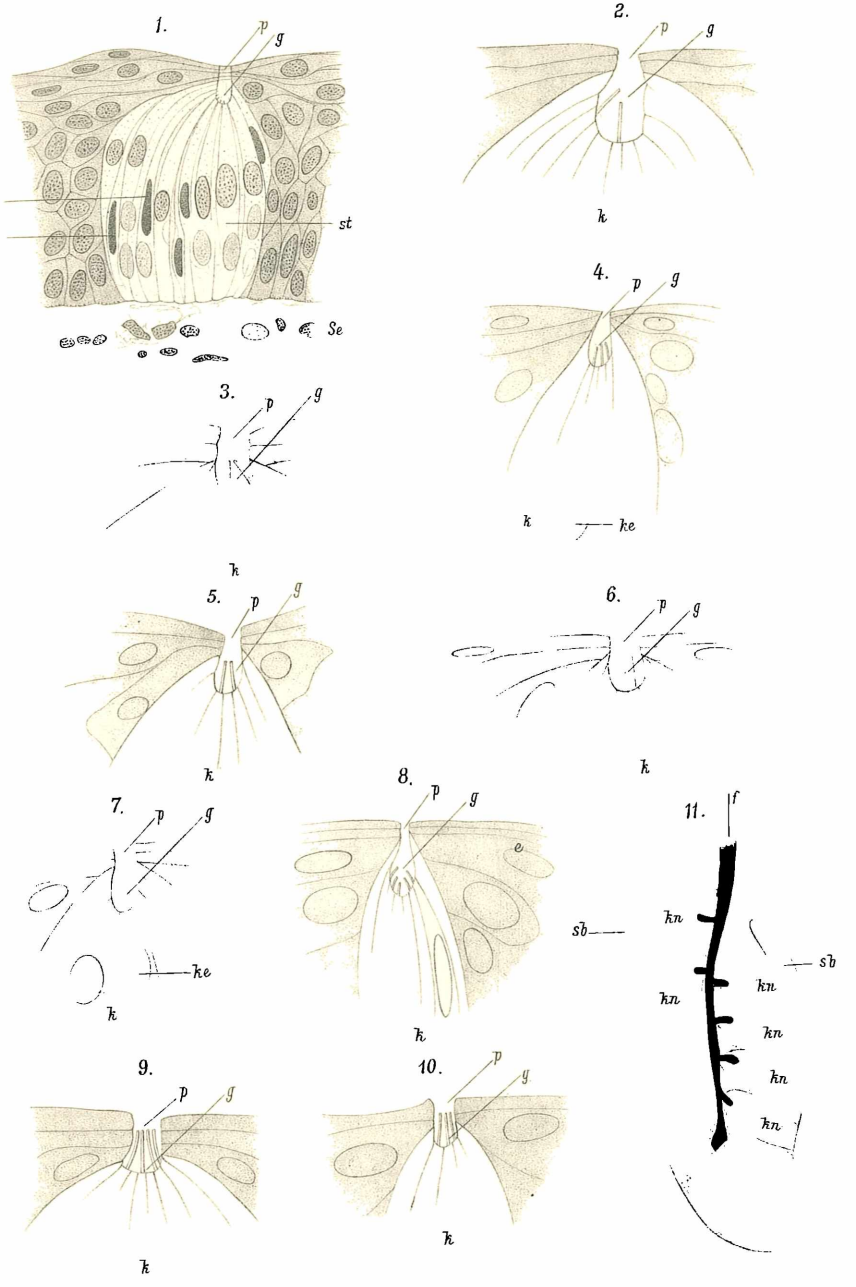
8. Ebenso von einer *Papilla vallata* der Katze. Flemming's Gemisch.

9. Ebenso von einer *Papilla foliata* des Kaninchens. Osmiumsäure.

10. Ebenso.

11. Schnitt durch zwei knospentragende Epithelflächen und die dazwischen liegende Furche von der *Papilla foliata* eines Kaninchens. Golgi-Präparat Ver. 200, *f* Secret, in der Furche schwarz imprägnirt, mit kurzen, scharf abgegrenzten Fortsetzungen in die Geschmackspori und Knospengrübchen. *Sb* Secundäre Bindegewebsblätter. *e* Geschichtetes Pflasterepithel. *Kn* Geschmacksknospen.

© Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Autor del

Lith.Anst.v.Th.Bannwarth,Wien